

doi:10.3799/dqkx.2016.077

二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝与残存

宋海军, 童金南

中国地质大学生物地质与环境地质国家重点实验室, 湖北武汉 430074

摘要: 当今人类正在面临大气二氧化碳浓度升高、全球变暖、海洋酸化等一系列气候环境问题, 有科学家提出这可能导致第6次生物大灭绝。类似的灾难事件在地质历史上多次发生, 因此以史为鉴、以古示今才能更好地认识、应对和解决这些问题。显生宙最大的一次生物灭绝事件发生在2.52亿年前的二叠纪—三叠纪之交, 超过90%的海洋物种永久消失。此次生物灭绝的过程和原因一直是科学家关注和致力解决的关键科学问题之一。近年来的研究表明当前人类面临的这些极端的气候环境事件在2.52亿年前也都有发生, 而且更为严重。本文重点围绕近年来有关二叠纪—三叠纪之交的生物和环境事件研究进展, 结合化石和环境指标的地质记录以及生物与环境之间的相互作用关系, 总结生物灭绝的过程和形式及相关环境因子的贡献, 并探讨残存生物能够躲过这次灾难事件得以延续和发展的内在机制和外界原因。

关键词: 二叠纪; 三叠纪; 大灭绝; 残存; 古环境; 古生物; 地层学。

中图分类号: P534.63

文章编号: 1000-2383(2016)06-0901-18

收稿日期: 2016-05-03

Mass Extinction and Survival during the Permian-Triassic Crisis

Song Haijun, Tong Jinnan

State Key Laboratory of Biogeology and Environmental Geology, China University of Geosciences, Wuhan 430074, China

Abstract: Today we are facing a series of climatic problems such as elevation of P_{CO_2} , global warming, and ocean acidification, which may lead to the sixth mass extinction. The similar extreme climate has been happened repeatedly in the Earth history. Therefore, taking history as mirror will help us to better understand the nature of these problems and resolve them. The most severe extinction happened during the Permian-Triassic transition (252 Ma), eliminating over 90% species. In the past few decades, the process and cause about this extinction event have become the key scientific questions that need to be uncovered. Recent studies show the extreme climatic events we are facing now have been occurred near the Permian-Triassic boundary. The main purpose of this paper is to summarize recent studies on biotic and environmental events during the Permian-Triassic transition, including extinction process, pattern, and causes of the extinction, and survival mechanisms in its aftermath.

Key words: Permian; Triassic; mass extinction; survival; paleoenvironment; paleontology; stratigraphy.

一般人们认为, 现代地球环境恶化, 如大气二氧化碳浓度升高、全球变暖、海洋酸化等一系列气候环境事件开始出现, 其罪魁祸首可能是人类燃烧了大量化石燃料, 向空气中排放了过多的二氧化碳、甲烷等温室气体, 促使温室效应增强, 出现全球变暖现象。气候变化正在改变地表环境, 对生物圈和人类正在或者将要产生重要的影响。大气二氧化碳浓度的增加将引起海水酸化, 全球变暖将导致洋流循环减

弱, 从而导致海水含氧量的降低, 进而对海洋生态系统产生负面影响。生物学家已经发现海水酸化所导致的大规模珊瑚白化现象 (Hoegh-Guldberg, 1999)。最近, 海洋学家发现海水中的含氧量在快速减少, 最为明显的特征是含氧量最小带 (oxygen minimum zone, 简称 OMZ) 急剧扩张。Stramma *et al.* (2008) 研究发现北大西洋的 OMZ 近 50 年扩张了一倍, 其宽度从 300 m 扩张为 600 m, 而且还呈现出继续

基金项目: 国家自然科学基金项目 (Nos. 41302271, 41530104)。

作者简介: 宋海军 (1983—), 男, 副教授, 主要从事二叠纪—三叠纪古生物和古环境研究。E-mail: haijunsong@cug.edu.cn

引用格式: 宋海军, 童金南, 2016. 二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝与残存. 地球科学, 41(6): 901-918.

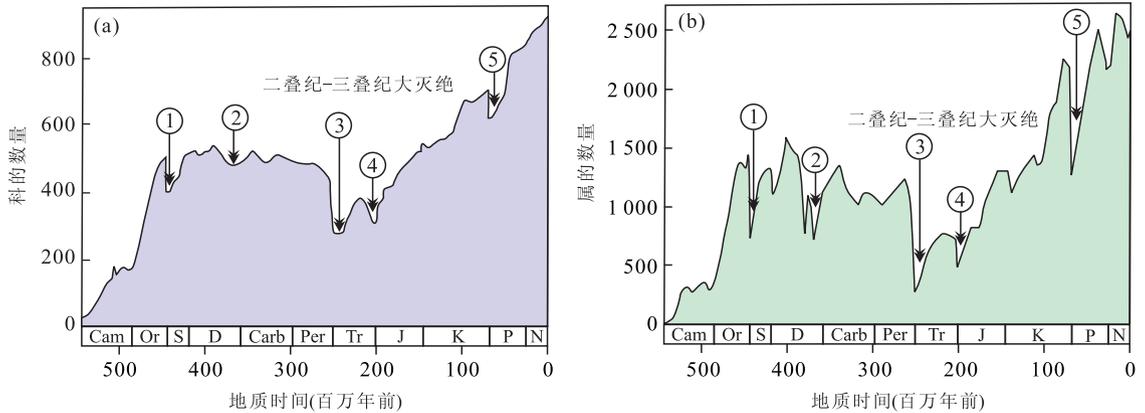


图 1 显生宙海洋生物多样性曲线

Fig. 1 Marine biodiversity curves during the Phanerozoic

修改自 Sepkoski(1978, 1984). a. 科级多样性; b. 属级多样性

扩张的趋势. 如果 OMZ 继续上下扩张, 将很快影响到浅海或者透光带, 这会给海洋生物带来致命打击. 当前生物多样性已经出现骤减现象, 这可能是第 6 次生物大灭绝事件征兆(Barnosky *et al.*, 2011), 引起了各国政府和人民大众的高度关注.

阻止或者减缓环境的进一步恶化是人类要解决的首要问题. 要解决这个问题, 首先要从根本上弄清环境变化的机理. 然而地球是个复杂系统, 不仅各圈层的关系复杂, 而且在时间序列上是一个长期的变化过程, 需要用地质时间思维来解决这个问题. 回顾地球的演化过程, 不难发现人们当前面临的气候环境事件在地质历史上曾多次出现, 而且更为恶劣. 气候环境的剧变往往伴随着大规模的生物灭绝事件. 自从 38 亿年前生命起源以来, 地球上的生物遭受了多次类似的灾难事件, 其中在显生宙出现了至少 5 次大规模集群灭绝事件(Raup and Sepkoski, 1982; Hallam and Wignall, 1997; 戎嘉余和黄冰, 2014). 可见, 当前面临的气候环境事件并不是新事物, 在漫长的地质历史上已经出现过多次类似现象. 因此, 研究地史上的环境事件和灭绝事件, 利用以古示今的原理, 研究人员能更好地解析当前全球环境恶化的内在原因、持续时间和潜在后果, 最终为政府提供有效的科学参考, 为人类预防环境进一步恶化提供合理的建议.

在地质学和古生物学的研究历史上, 生物大灭绝的概念长期未引起关注, 直到 20 世纪晚期才得以重视, 并迅速成为科学热点, 也成为了最有争议的科学问题. 不仅有地球科学家, 也有包括物理学家和生物学家在内的各个领域的学者参与到这一重大科学问题研讨中. 最早涉及生物灭绝有关的概念是法国解剖学家和古生物学家 Cuvier(1812)提出的, 他发

现原本生活在地球上的一些物种后来消失了, 典型的例子就是猛犸象. 基于这些发现, 他提出了灾变论, 认为在地球历史上发生过多次巨大的灾变事件, 每经历一次灾难事件, 原有生物被毁灭, 新生物则被创造出来. 后来英国学者 Phillips(1860)基于化石资料发现地球历史上的生物多样性被 3 次危机事件打断, 分别是白垩纪—第三纪之交, 二叠纪—三叠纪之交和泥盆纪. 对生物大灭绝的深入研究开始于一个多世纪之后, 美国学者 Sepkoski 基于对海生无脊椎动物化石的数据统计分析, 于 20 世纪 70 年代末和 20 世纪 80 年代初在《Paleobiology》上发表 4 篇论文(Sepkoski, 1978, 1979, 1981, 1984), 构建了显生宙海洋动物多样性演变曲线, 也就是著名的赛普科斯基曲线(Sepkoski curve, 见图 1). 基于该数据资料, 他发现显生宙存在 5 次大规模的生物集群灭绝事件, 其中最大的一次生物灭绝事件发生在古、中生代之交, 即二叠纪—三叠纪之交. 近年来在多国科学家的共同努力下, 二叠纪—三叠纪之交大灭绝事件的过程和机制得到了系统地研究, 初步揭示了这一重大地质突变期生物与环境的协同演化关系. 这些研究大多数来自海洋生物化石以及海相地质记录, 因此本文重点围绕海相地质记录进行总结和评述.

1 二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝

二叠纪—三叠纪之交的灭绝事件是显生宙最大的一次生物集群灭绝事件, 也是生命演化史上的一次大事件. 生物集群灭绝也叫大灭绝(mass extinction), 是指在很短的地质时间里, 地球上生物遭到大规模的毁灭, 灭绝率数十乃至数百倍地上升的地

质现象.而在地质历史时期正常演化背景下生物线系的终结,称为背景值灭绝也叫常规灭绝(background extinction).本质上讲,灭绝是生物演化过程中一个常见的现象,只是由于某些生物本身或非生物的外在原因,可能会导致某些生物(或生物类群)出现非正常的死亡现象,通常用灭绝率(extinction rate)来描述生物灭绝事件的严重程度.灭绝率是指单位地质时间内生物类别灭绝数量的百分比.在背景灭绝下,通常每个百万年内的科级灭绝率不超过 8%(Raup and Sepkoski, 1984).而对于集群灭绝,灭绝率通常在灭绝事件层附近很短的一段时间内快速增加.在二叠纪—三叠纪之交的灭绝事件中,科级、属级和种级灭绝率均为 5 次大灭绝之最(Jablonski, 1994).古生物学家利用化石数据库和研究程度较高地区的物种灭绝数量对二叠纪—三叠纪之交生物灭绝率进行了评估,结果见表 1.大多数结果都表明二叠纪—三叠纪之交的种级灭绝率超过了 90%(表 1).可见,二叠纪—三叠纪之交的生物大灭绝是当之无愧的显生宙最大级别的灭绝事件.

1.1 灭绝时间与形式

灭绝事件发生的时间和具体过程(或者灭绝形式)是人们认清灭绝事件本质的主要因素,也是探讨灭绝原因的主要环节之一.早期的研究表明这次大灭绝发生在晚二叠世,从瓜德罗普世末期一直持续整个乐平世,被称为晚二叠世大灭绝(Late Permian mass extinction; Sepkoski, 1984).到了 20 世纪 90 年代,科学家逐渐认清瓜德鲁普世末和二叠纪—三叠纪之交是两次独立的灭绝事件(Jin *et al.*, 1994; Stanley and Yang, 1994).关于二叠纪—三叠纪之交生物灭绝的时间主要有两种观点,一种为“二叠纪末大灭绝”(End-Permian mass extinction),另外一种称为“二叠纪—三叠纪之交大灭绝”(Permian-Triassic extinction).这两种观点的核心区别主要

表 1 二叠纪—三叠纪灭绝事件中科、属、种级灭绝率

Table 1 Extinction rates of family, genus, and species during the Permian-Triassic crisis

科级灭绝率 (%)	属级灭绝率 (%)	种级灭绝率 (%)	文献来源
52.0	64.8	96.0	Raup, 1979
57.0	—	—	Sepkoski, 1984
—	—	91.4	殷鸿福等, 1984
51.0	82.0	95.0	Jablonski, 1994
—	—	94.0	Jin <i>et al.</i> , 2000
—	—	90.1	Song <i>et al.</i> , 2013b
—	—	62.0	Wang <i>et al.</i> , 2014

是:“二叠纪末大灭绝”被认为灭绝事件发生在二叠系—三叠系界线(Permian Triassic boundary,简称 PTB)之下的某个层位(Rampino and Adler, 1998; Jin *et al.*, 2000),而“二叠纪—三叠纪之交大灭绝”被认为灭绝事件跨过了二叠系—三叠系界线(杨遵仪等, 1991; Yin *et al.*, 2007).利用新的化石数据和统计学方法得出的结果表明这次灭绝事件是跨越二叠系—三叠系界线的(Shen *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2013b).因此,这次大灭绝事件应该称为“二叠纪—三叠纪之交大灭绝”(Benton *et al.*, 2013).根据最新的火山灰中的锆石 U-Pb 年龄,二叠纪—三叠纪之交大灭绝开始于 251.941 Ma,结束于 251.880 Ma(Burgess *et al.*, 2014).

二叠纪—三叠纪之交生物的灭绝形式有多种观点,主要观点包括单幕式、主幕式和两幕式.单幕式的观点主要来自 20 世纪 90 年代,部分学者认为这次大灭绝是发生在二叠纪末期很短的一段时间间隔内,生物快速消失(徐桂荣和童金南, 1991; Rampino and Adler, 1998; Jin *et al.*, 2000),其灭绝层位对应全球界线层型剖面——煤山剖面 25 层,对应牙形石带 *Clarkina meishanensis* 带(Yin *et al.*, 2001).主幕式观点表明生物灭绝是一个短期的、持续的过程,从 *Clarkina meishanensis* 带开始,一直持续到 *Isarcicella staeschei* 带,在煤山剖面从 25 层持续到 28 层(Shen *et al.*, 2011).两幕式观点主要基于对华南多门类生物高分辨率的地层分布的研究,结果表明化石的消失主要集中在两个层位,分别对应煤山剖面的 25 层和 28 层,也就是牙形石的 *Clarkina meishanensis* 带和 *Isarcicella staeschei* 带(Yin *et al.*, 2007; Song *et al.*, 2013b).

越来越多的证据表明二叠纪—三叠纪之交生物的灭绝形式是一个复杂的过程,总的来说是两幕式.这种复杂性主要体现在两个方面:不同生物门类,其灭绝形式不同;即使相同生物门类,在不同剖面上其灭绝形式也可能存在不同.

不同的生物类型,其灭绝形式存在明显差异(图 2).总体上看,那些栖息地较窄的生物往往灭绝率更高,而且主要表现为单幕式的过程,比如放射虫、钙藻、筴类有孔虫、海绵、四射珊瑚等.从它们的栖息环境来看,放射虫是一类浮游动物,主要生活在海洋的表层;钙藻是底栖光合作用的藻类,生活在透光带内;而筴类、海绵和四射珊瑚作为古生代常见的底栖生物,主要生活在温暖、浅水水域.而一些栖息地较广的生物灭绝率相对较低,主要表现为两幕式的过

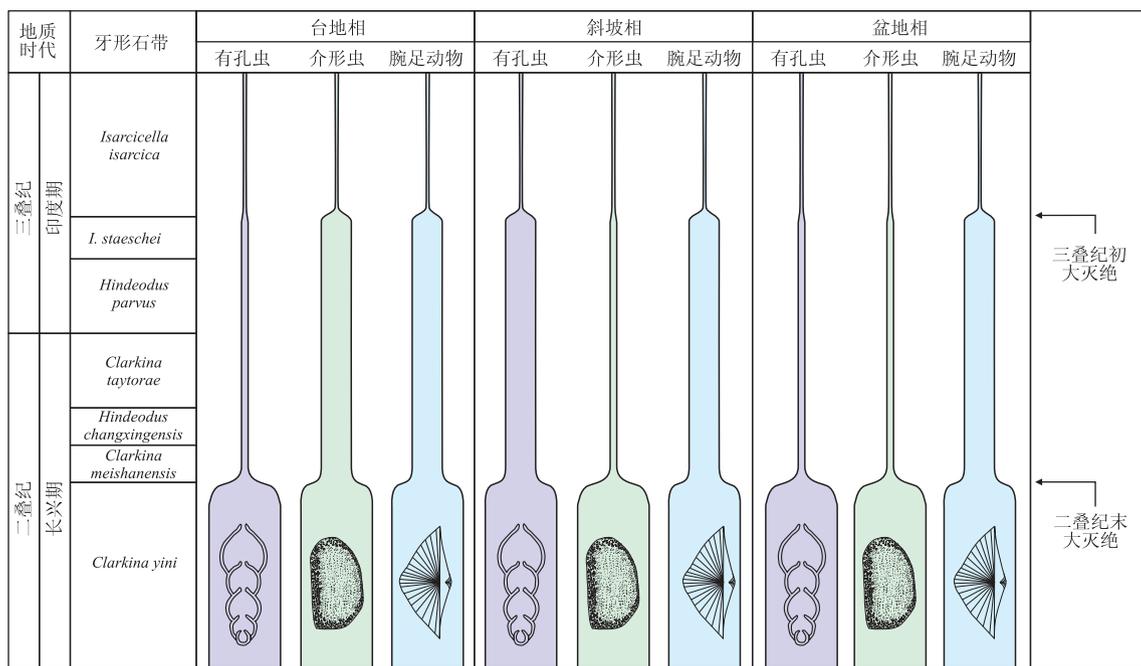


图 3 二叠纪—三叠纪之交有孔虫、介形虫和腕足动物在不同相区的灭绝过程示意

Fig. 3 Extinction pattern of foraminifer, ostracod, and brachiopod from different facies during the Permian-Triassic crisis

现二叠纪—三叠纪之交不同生物门类其灭绝率存在区别,整体上可归为两组:一组灭绝率较高,包括四射珊瑚、苔藓虫、棘皮动物和腕足动物,这些动物的共同特征是没有鳃,具有较低的新陈代谢速率和较弱的内部循环系统;另外一组灭绝率较低,包括双壳类、腹足类、头足类、节肢动物、牙形石和脊椎动物,这些动物通常有鳃、有着相对较高的新陈代谢速率和较强的内部循环系统。前面笔者也提到,在高分辨率地层基础上识别出的两幕式生物灭绝过程也存在明显的选择性,这种选择性主要体现在生物的空间分布能力方面:空间分布广的生物主要为两幕式灭绝,而且其灭绝率较低;空间分布窄的生物主要在第一幕灭绝,其灭绝率较高(Song *et al.*, 2013b)。这与 Knoll *et al.* (1996) 提出的生理方面的选择性是类似的,生理方面有缓冲(physiologically “buffered”)的物种(比如有鳃,有着相对较高的新陈代谢速率和较强的内部循环系统)灭绝率低,这类生物通常具有较广的栖息范围。而那些生理方面无缓冲(physiologically “unbuffered”)的物种(没有鳃,具有较低的新陈代谢速率和较弱的内部循环系统)灭绝率高,具有较窄的栖息范围。基于这种规律(具有生理方面有缓冲的物种灭绝率低,生理方面无缓冲的物种灭绝率高),生物大灭绝将会单向地影响海洋生物类群的组成,使得具有生理方面有缓冲的物种比例越来越高。

生物的选择性灭绝严重影响了显生宙海洋生态系统结构。Bambach *et al.* (2002) 在 Knoll *et al.* (1996) 的基础上对显生宙海洋生态系统结构进行了系统研究,主要从生物的移动能力、生理特征等角度探讨海洋生态系统的演化过程,发现那些移动能力强、生理方面有缓冲的物种所占的比例呈现出逐渐增加的趋势(图 4a)。这种变化主要发生在古、中生代之交和中、新生代之交,其中前者表现更为明显(图 4),而且这些转变是一个突然的、快速的过程。显生宙海洋底栖无脊椎动物的典型代表腕足动物和双壳类也发生了类似的过程,腕足动物是古生代底栖无脊椎动物的主导生物类群,而双壳类是中、新生代底栖无脊椎动物的主导类群,这个转变也是发生在古、中生代之交。Knoll *et al.* (1996) 发现这种快速的海洋生态系统的变革的主要驱动机制是生物的选择性灭绝。Song *et al.* (2013b) 基于华南的详细资料进一步证实二叠纪—三叠纪之交的生物灭绝事件是促使古生代型海洋生态系统结构向中生代型海洋生态系统结构转变的核心驱动力。而高分辨率化石分布数据表明这个转变主要发生在第二幕灭绝,也就是三叠纪初的灭绝(Song *et al.*, 2013b)。移动型动物的比例从灭绝前的 30% 增加到灭绝后的超过 50%(图 4b),生理方面有缓冲的动物的比例从灭绝前的 40% 增加到灭绝后的 70%(图 4d);腕足动物占腕足动物和双壳类之和的比例从灭绝前的 40%

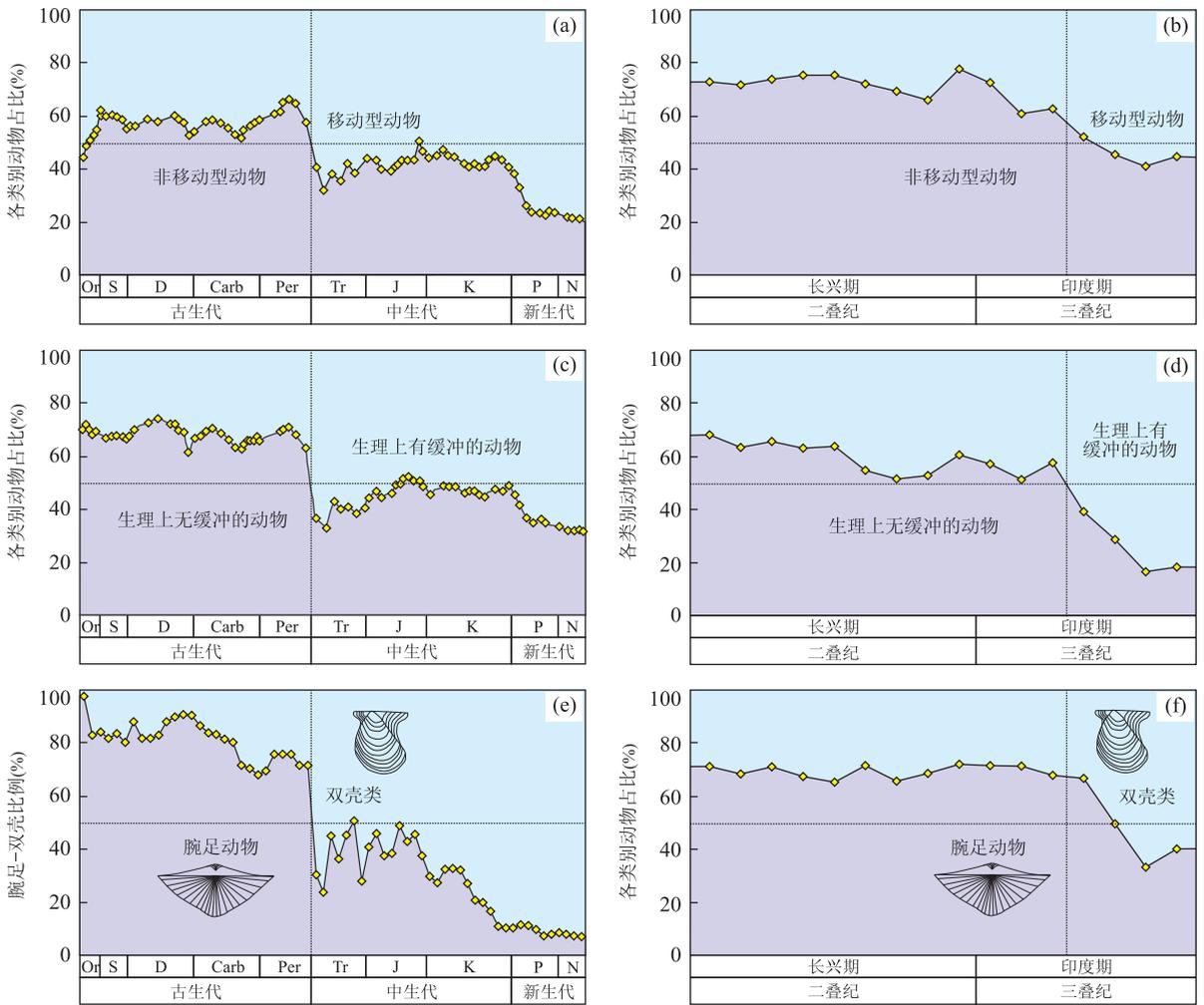


图 4 古、中生代之交生物类群的转变

Fig. 4 Biotic turnover during the Paleozoic-Mesozoic transition

a,c. 修改自 Bambach *et al.* (2002); b,d,f. 修改自 Song *et al.* (2013b); e. 数据来源于 Sepkoski Online Data (<http://strata.geology.wisc.edu/jack/start.php>)

增加到灭绝后的 60%(图 4f)。

2 导致大灭绝的潜在环境致因

生物大灭绝的原因一直是科学家和人民群众关心的问题,但因其复杂性、多解性而长期得不到解决。生物大灭绝的原因从大的角度可分为外因和内因;外因是指来自地球外部的因素,通常指外星体撞击地球,包括小行星、彗星、陨石等;内因是指来自地球内部的因素,包括构造运动、火山活动、气候环境事件等。关于二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝的原因,研究人员提出了很多,既包括外因,如外星撞击,又包括内因,如西伯利亚火山喷发、海平面下降、海洋缺氧、高温事件、酸化事件等。

外星撞击被认为是导致白垩纪—古近纪之交生

物大灭绝的主要原因,其主要证据是 Alvarez *et al.* (1980)发现地外来源的铱异常广泛分布在灭绝事件地层中。有科学家认为二叠纪—三叠纪之交的大灭绝可能也是外星撞击导致的,主要的证据来自 21 世纪初的 3 篇《Science》论文 (Becker *et al.*, 2001; Basu *et al.*, 2003; Becker *et al.*, 2004)。Becker *et al.* (2001)在华南和日本的二叠系—三叠系界线地层中发现富勒烯(一种由碳元素构成的具有球状结构的物质),其中包含一些氦气和氩气,其同位素组成与天外星体类似,因此其认为大灭绝是外星撞击引起的。Basu *et al.* (2003)在南极洲二叠纪末期的地层中发现多种球粒陨石碎片,其金属球粒中的镍铁比值、钴镍比值、磷铁比值以及橄榄石和辉石中的铁镁比值和锰铁比值表明其来源于天外星体。Becker *et al.* (2004)进一步发现了外星撞击产生的物质,包括撞

表 2 西伯利亚火山年龄与二叠纪—三叠纪之交灭绝事件年龄对比
Table 2 Ages of Siberian volcano and Permian-Triassic extinction event

方法	西伯利亚火山喷发年龄	二叠纪—三叠纪之交生物灭绝年龄	文献来源
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$		$249 \pm 4 \text{ Ma}$	Rampino and Stothers, 1988
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$248.4 \pm 2.4 \text{ Ma}$		Renne and Basu, 1991
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$	$248 \pm 4 \text{ Ma}$	$251 \pm 4 \text{ Ma}$	Campbell <i>et al.</i> , 1992
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$250.0 \pm 0.3 \text{ Ma}$	$250.0 \pm 0.2 \text{ Ma}$	Renne <i>et al.</i> , 1995
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$249 \pm 2 \text{ Ma}$		Dalrymple <i>et al.</i> , 1995
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$248.3 \pm 1.7 \text{ Ma}$		Venkatesan <i>et al.</i> , 1997
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$		$251.4 \pm 0.3 \text{ Ma}$	Bowring <i>et al.</i> , 1998
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$249.40 \pm 0.51 \text{ Ma}$		Reichow <i>et al.</i> , 2002
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$	$251.7 \pm 0.4 \text{ Ma}$		Kamo <i>et al.</i> , 2003
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$		$252.6 \pm 0.2 \text{ Ma}$	Mundil <i>et al.</i> , 2004
$^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$	$250.30 \pm 1.10 \text{ Ma}$	$249.25 \pm 0.14 \text{ Ma}$	Reichow <i>et al.</i> , 2009
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$		$252.28 \pm 0.08 \text{ Ma}$	Shen <i>et al.</i> , 2011
$^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$		$251.941 \pm 0.037 \text{ Ma}$	Burgess <i>et al.</i> , 2014

击石英、撞击长石、玻璃球粒等,并在澳大利亚西北部海域的贝德奥高地找到一个可能撞击坑,因此他认为撞击很有可能是导致大灭绝的原因.此外, Kaiho *et al.* (2001)在煤山剖面发现微球粒,并结合硫同位素的变化,提出可能是外星撞击导致地幔中的硫大量释放,消耗了地表的氧气并导致酸雨,进而造成大规模生物灭绝.但是,上述证据的可靠性受到很多学者的怀疑. Retallack *et al.* (1998)发现南极洲和澳大利亚二叠系—三叠系界线附近地层中确实存在类似的撞击石英,但其丰度很低、个体很小,并不像白垩纪—古近纪之交的撞击石英,而且相应地层中并不存在广泛分布的铍异常. Farley and Mukhopadhyay (2001)重复 Becker *et al.* (2001)在煤山剖面的测试,并没有在相同的地层中发现任何氦元素. Li *et al.* (2005)在煤山剖面 25 层也发现富勒烯的存在,但并没有找其包裹的地外来源的氦气和氩气. Isozaki (2001)指出 Becker *et al.* (2001)研究的日本 Sasayama 剖面是缺失二叠系—三叠系界线地层的,因此 Becker *et al.* 得出的结论是错误的. Koeberl *et al.* (2004)通过对铂族元素以及钷和氡同位素研究发现二叠纪—三叠纪之交的大灭绝与外星撞击没有关系. 综上所述,外星撞击作为二叠纪—三叠纪之交大灭绝的原因当前还缺乏可靠的证据.

大规模的火山喷发通常伴随着灭绝事件,地质历史时期大火山岩省的时间分布与多次生物灭绝事件具有耦合性(Wignall, 2001; Bond and Wignall, 2014). 而二叠纪—三叠纪之交发生了显生宙最大规模的生物灭绝事件,同时也出现了显生宙最大规模的大火山岩省——西伯利亚火山岩省. 通常情况下,大规模的火山喷发都会带来灾难性的气候环境效

应,进而对地表的生物圈带来极端的负面影响. 因而,如果能证明火山事件与灭绝事件在时间上是吻合的,就可以将两者作为因果关系联系起来. 二叠纪—三叠纪之交生物灭绝的时间比较明确,因为生物灭绝研究的对象主要是海相地质记录,而海相地层中有着良好的生物地层记录,特别是具有全球可对比的牙形石生物地层记录(Yin *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2007; Jiang *et al.*, 2014; 童金南和殷鸿福, 2015),同时也有着良好的同位素化学地层记录(Payne *et al.*, 2004; Tong *et al.*, 2007b; Luo *et al.*, 2011),再加上灭绝事件层附近有多层火山粘土,这为开展年代地层学工作奠定了基础(Bowring *et al.*, 1998; Shen *et al.*, 2011; Burgess *et al.*, 2014). 西伯利亚大火山岩省位于俄罗斯北部的西伯利亚大陆上,该事件的时间限定手段比较有限,当前主要的进展来自于年代地层学的工作(表 2). 从同位素年龄的角度看,西伯利亚火山事件与二叠纪—三叠纪之交大灭绝事件很有可能是同时发生的,但根据当前的数据笔者还不能得出确凿的结论. 过去近 30 年的研究表明(表 2),无论是 $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ 年龄还是 $^{206}\text{Pb}/^{238}\text{U}$ 年龄其精度也是越来越高,因此随着定年分辨率的进一步提高,西伯利亚火山年龄与二叠纪—三叠纪之交大灭绝事件年龄将有望得到解决. 此外,二叠纪—三叠纪陆相生物地层近年来进展显著,特别是叶肢介生物地层. Kozur and Weems (2011)在西伯利亚出露的 Putorana 玄武岩沉积夹层中发现了 *Falsisca turaica*-*F. podrabineki* 叶肢介动物群,这与德国盆地和中国华北新疆大龙口剖面的 *Falsisca postera* 叶肢介带可能位于同一个层位. 由于陆相叶肢介动物群面貌区域

差别较大,因此还需要更深入的生物地层学工作,来进一步厘定西伯利亚火山岩省的时代。除了西伯利亚火山岩省,学者在华南也发现很多二叠纪—三叠纪之交火山活动的证据(殷鸿福等, 1989; Yin *et al.*, 1992; Tong *et al.*, 2007a; Shen *et al.*, 2012),在二叠系—三叠系界线上下的两层火山灰层在华南分布约 $1 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Yin *et al.*, 1992; Xie *et al.*, 2010),而它们的产出层位与两幕生物灭绝的层位一致(Yin *et al.*, 2007; Song *et al.*, 2013b)。除此之外,二叠纪—三叠纪之交的火山岩和火山碎屑岩还广泛分布于冈瓦纳大陆北缘、泛大洋西缘和俄罗斯滨海区(殷鸿福和宋海军, 2013)。可见,二叠纪—三叠纪之交的火山活动非常频繁,与当时极端气候环境事件可能存在关联,笔者需要进一步从时间尺度、因果关系等角度来探讨火山活动与大灭绝之间的关系。

海平面的大幅度变化可以直接影响海洋生物栖息地,进而对生物演变产生影响。有证据表明二叠纪—三叠纪之交确实存在一次快速的、大幅度的海退—海侵事件。地层学方面, Jiang *et al.* (2014) 和 Yin *et al.* (2014) 发现海退开始于长兴期末期,对应煤山剖面 24e 层,在 *Clarkina meishanensis* 带达到最低点(25 层),并持续到 *Hindeodus changxingensis* 带(26 层),使得扬子台地普遍缺失这两个化石带。沉积学方面, Wu *et al.* (2010) 和 Yin *et al.* (2014) 发现在特提斯地区浅水台地相剖面在长兴期末期普遍发育一个以平行不整合为特征的层序界面,或者暴露面,不整合界面上下地层正好缺失 *Clarkina meishanensis* 带和 *Hindeodus changxingensis* 带,紧随其后的是一次快速的海侵事件,发生在 *Hindeodus parvus* 带内。华南二叠纪—三叠纪之交的海退与海侵事件,在特提斯和冈瓦纳北缘也普遍存在(Yin *et al.*, 2007),与全球的海平面变化趋势基本上是一致的(Haq *et al.*, 1987)。但大海退或者海侵不能用来作为导致生物大灭绝主导或者主要因素,因为:(1)显生宙类似的海退与海侵发生过很多次(Haq *et al.*, 1987; Haq and Schutter, 2008),其中大部分海退或海侵并没有伴随大规模的生物灭绝事件;(2)大多数动物是可以移动的,即使固着类型动物,其受精卵或者幼体也可以悬浮在海水中,植物的种子亦具有类似的能力,因此海平面的变化对大多数海洋生物来说并不是致命的打击。综上所述,二叠纪末的大海退对海洋生物来说可能产生了一定的影响,但目前还没有足够的证据来证明海平面的变化

是二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝的主导原因。

在二叠纪—三叠纪之交的海洋中广泛存在缺氧事件。多种证据指示二叠纪—三叠纪之交存在海洋缺氧现象,包括发现缺氧沉积相(Wignall and Hallam, 1992)、沉积岩 Th/U 比值小于 2(Wignall and Twitchett, 1996)、泛大洋中黑色页岩(Isozaki, 1997)、水体自生草莓状黄铁矿(Wignall and Twitchett, 2002; Wignall, 2005; Shen *et al.*, 2007; Bond and Wignall, 2010; Liao *et al.*, 2010)、绿硫细菌繁盛(Grice *et al.*, 2005; Cao *et al.*, 2009)、海水硫酸盐浓度出现低值(Luo *et al.*, 2010)、铀同位素出现负偏(Brennecke *et al.*, 2011)、不同水深剖面出现碳同位素梯度(宋海军等, 2012)等。二叠纪—三叠纪之交的海洋缺氧是全球性的,在中国华南、欧洲、格陵兰岛、加拿大、澳大利亚等地区都有发现(Wignall and Twitchett, 2002)。这次缺氧事件不仅仅是发生在二叠纪—三叠纪之交的短暂事件,目前已有证据表明其事件跨度可达 5 Ma(几乎整个早三叠世),主要证据包括草莓状黄铁矿(Wignall *et al.*, 2010; Tian *et al.*, 2014)、牙形石微量元素(Song *et al.*, 2012)、碳同位素梯度(Song *et al.*, 2013a)、沉积岩中氧化还原敏感元素(Grasby *et al.*, 2013)和硫同位素(Song *et al.*, 2014a)等。综上所述,海洋缺氧事件的存在性毋庸置疑,而水体缺氧对海洋任何生物都是致命的打击,这也是很多学者都认可的一个观点。也就是说,海洋缺氧事件对二叠纪—三叠纪之交生物大灭绝有着重要的影响,但是否为主导作用还有待进一步的研究。

近年来,二叠纪—三叠纪之交的高温事件越来越受到关注。科学家在研究火山作用的时候,提出火山喷发时大量的火山灰会短暂悬浮大气中,遮蔽了阳光,产生“火山冬天”效应(Wignall, 2001; Korte *et al.*, 2010)。之后,火山喷出的温室气体(CO_2 、 CH_4 等)以及森林大火等连锁效应,会导致长期的温室气候出现。但由于缺少有效的温度指标,该方面的研究进展非常缓慢(Korte *et al.*, 2004; Huey and Ward, 2005)。最近,Joachimski *et al.* (2012) 利用煤山和上寺剖面牙形石氧同位素恢复了二叠纪—三叠纪之交海水表层温度曲线,发现牙形石氧同位素在二叠系—三叠系界线之下出现快速的负偏,对应温度快速升高,升高幅度可达 8°C 。紧接着, Sun *et al.* (2012) 利用同样的技术方法在华南多条剖面研究了长时间尺度的温度变化,发现高温气候是一个长期存在的现象,几乎整个早三叠世都处于高温

气候中,海洋表层海水最高温度可能超过了40℃.之后,不同学者在不同的地区也做了类似的实验并得出了类似的结果,例如 Romano *et al.* (2013)研究了巴基斯坦早三叠世牙形石氧同位素, Schobben *et al.* (2014)研究了伊朗二叠系—三叠系界线附近牙形石和腕足的氧同位素, Chen *et al.* (2016)研究了华南的多条剖面二叠系—三叠系界线附近牙形石的氧同位素. 现代实验生物学和海洋调查研究表明,极端高温气候会对海洋生物产生致命的打击,每个生物门类都有一定的高温忍受上限,常见的生物类别的高温上限区间在30~40℃,个别生物可以超过40℃,例如双壳类、腹足类和介形虫(图5). 可见,当温度出现快速升高,且超过生物忍受的上限,生物就会出现死亡乃至灭绝事件. 而且,当高温气候出现时,陆地表面温度将高于海洋水体温度,对陆地生物的打击将会更严重. 高纬度冷水地区生物是否影响较小? 答案是否定的,因为:(1)根据温室效应发生的原理,当出现全球变暖现象时,高纬度地区的温度增加幅度大于低纬度地区的增加幅度;(2)生活在高纬度地区的生物其高温耐受性明显低于低纬度地区,因此当出现极端高温气候时,高纬度地区的生物也不能幸免(Song *et al.* , 2014b).

海洋酸化也可能是导致生物大灭绝的一个原因,但当前还存在争议. Payne *et al.* (2007)认为大贵州滩微生物岩底部存在一个溶蚀面,可能是海洋酸化的结果. Wignall *et al.* (2009)对此提出质疑,并指出这是一个海退产生的暴露面. 这种解释进一步被沉积学和生物地层学证据证实(Jiang *et al.* ,

2014; Yin *et al.* , 2014). Payne *et al.* (2010)在打讲剖面利用碳酸盐岩的钙同位素来探讨海洋酸化,发现钙同位素在第一幕灭绝线附近出现负偏,与碳同位素负偏同步,认为这代表海水钙同位素的负偏,反映了一次海洋酸化事件. Hinojosa *et al.* (2012)研究了煤山剖面牙形石的钙同位素,发现了类似的结论,进而认为海水钙同位素在第一幕灭绝线附近发生了负偏现象,并提出二氧化碳浓度增加是导致海洋酸化的主要原因. 梁汉东(2002)在煤山剖面 25 层发现典型硫酸盐矿物石膏,认为其形成于酸化的海水中. 但上述酸化的层位与硼同位素的结果明显不一致, Clarkson *et al.* (2015)研究发现硼同位素所指示的海水 pH 值在第一幕灭绝线附近并没有出现明显的下降,而在第二幕灭绝线附近海水 pH 出现一次快速的、大幅度的下降. 由此可见,当前有关海洋酸化的研究还处于开始阶段,当前的一些技术方法还存在问题,比如碳酸盐岩硼同位素非常容易受到成岩作用的影响. 因此,有待进一步深入挖掘海洋酸化的指标,恢复二叠纪—三叠纪之交海洋 pH 值的变化.

除了上述的潜在环境致因之外,研究者们还提出了很多其他的解释,比如硫化氢毒化作用(Kump *et al.* , 2005)、甲烷的毒化作用(Heydari and Hassenzadeh, 2003; Ryskin, 2003; Retallack and Jahren, 2008)等. 当前提出的这些异常的环境事件在局部地区甚至在全球范围内可能都广泛存在,但研究者们大多忽略一个问题,那就是这些事件本身对生物灭绝的影响程度有多大? 不同的环境事件其发生的范围和规模是不同的,相应地对海洋生态系

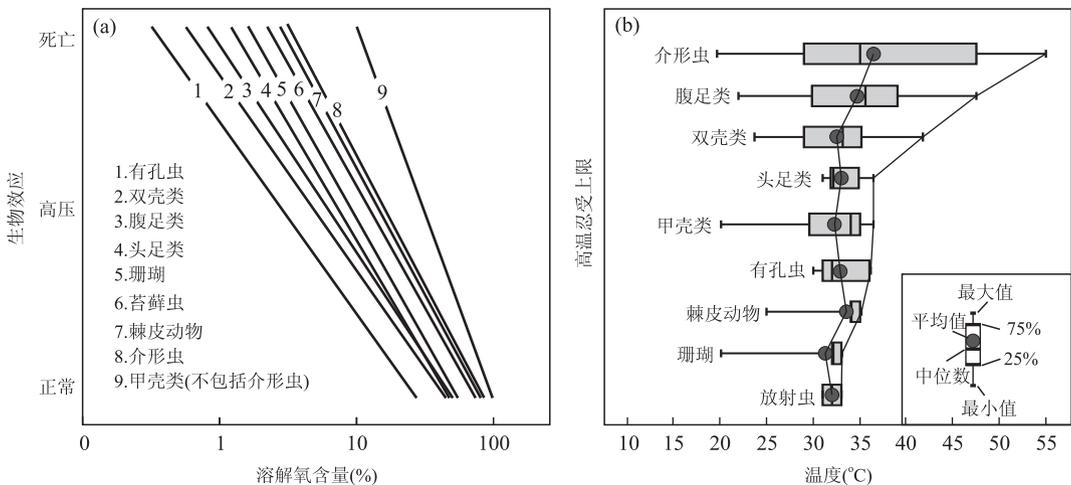


图 5 不同生物门类对溶氧量和高温的响应

Fig. 5 Biological effects of decreased oxygen concentration and increased temperature

修改自 Song *et al.* (2014b)

统的影响和打击范围也是不同的。因此,只有将环境事件的具体特征与海洋不同门类、不同生态位生物的具体演变相结合,才能更好地找到导致生物大灭绝的环境致因。Song *et al.* (2014b)结合生物演化与环境变化的特征,提出极端高温和海洋缺氧的同步发生是导致二叠纪—三叠纪之交海相生物大灭绝的主要环境致因。对于海洋来说,温度沿着水深变化幅度非常大。因为海水的温度主要受控于太阳的辐射,在透光带下层迅速下降,在深海通常降低到 5 °C 以下。因此,当全球变暖、极端高温气候出现时,高温层主要存在于海洋表层透光带内,主要影响浅水层的生物。而海洋缺氧恰恰相反,对于大洋,海洋缺氧发生在中层水的 OMZ 内。在局限盆地,例如黑海,海水缺氧发生在中、深层水。因此,缺氧事件主要影响中、深层的生物。如上所述,仅从环境因子的角度考虑,当极端高温和海洋缺氧事件同时发生时,对海洋生物是致命的打击,前者打击浅水区或者透光带的生物,后者打击深水区的生物。这种解释可以回答为什么二叠纪—三叠纪之交生物灭绝率如此之高。

3 生物残存与避难带

大灭绝事件摧毁了长时间存在的生态系统,为新生态系统的重建留下了足够的空间,而残存生物则是新生态系统的先驱和开拓者。这些生物是如何残存的,特别是在最严重的一次生物灭绝事件中残存下来,这对人们应对当前环境恶化有重要的启示意义。生物残存可以从两个角度来解释,一个是达尔文的“适者生存”,一个类似圣经中的“诺亚方舟”。前者从生物自身的角度出发,有些生物本身就具有特殊的能力,能适应极端环境,进而残存下来。后者是指环境因素,可能在地球的某个角落存在一个能避难的地方,生物可以去那里残存。

当前已经发现的一些证据表明生物可以利用自身的优势或采取一定的策略来躲避灾难事件,从而在二叠纪—三叠纪之交的大灭绝事件中残存下来。前面提到这次灭绝存在明显的生物选择性,这种选择性与生物对环境因子的忍耐性密切相关,因为不同生物门类对不同的环境因子的响应是不同的。以高温和缺氧两种异常环境为例:当海水溶解氧含量降低时,有孔虫对低氧—缺氧的耐受性最强,其次软体动物(包括腹足类、双壳类、头足类),而珊瑚、苔藓虫、棘皮动物、介形虫和甲壳类则很难适应低氧—缺氧的环境(图 5a)。当高温气候发生时,对珊瑚和放

射虫影响最大,其高温忍受上限不超过 34 °C,其次为甲壳类、棘皮动物、有孔虫、头足类,其高温忍受上限约为 36 °C,而软体动物腹足类和双壳类具有较高的高温忍受上限(>40 °C),介形虫的高温忍受上限最高,部分介形虫可以忍受超过 50 °C 的高温(图 5b)。这种生物对恶劣环境的忍耐性与化石记录是一致的,那些对高温和缺氧忍耐性差的生物绝大部分在第一幕灭绝事件中消失,包括珊瑚、放射虫等(Song *et al.*, 2013b)。而对高温和缺氧忍耐性强的生物则表现为两幕式的灭绝,并且灭绝事件之后都有残存,包括双壳类、腹足类、菊石、有孔虫、介形虫等(Song *et al.*, 2013b)。因为环境因子在不同沉积相中表现是不同的,这也导致同一类生物在不同水深相区的灭绝和残存情况也不同(图 3)。例如,耐高温的介形类在浅水剖面受影响较小,而在较深水的斜坡和盆地其灭绝较为严重。而耐一定缺氧而不耐高温的小有孔虫主要残存在表层水之下的斜坡位置,如煤山剖面。只有软体动物,如腹足类、双壳类、头足类等,既耐高温又耐缺氧,所以受到的影响较小,在各种水深都有残存,并成为早三叠世海洋中的主导生物类型。

已有证据表明很多生物采取小型化的策略来应对二叠纪—三叠纪之交的这次环境危机,例如原生动物的有孔虫(Song and Tong, 2010; Song *et al.*, 2011)、后生动物双壳类(Hayami, 1997, 1998; Twitchett, 2007)、腹足类(Fraiser *et al.*, 2005; Payne, 2005)、腕足动物(He *et al.*, 2007b, 2015; Chen *et al.*, 2015)、介形虫(Forel *et al.*, 2015)、牙形石(Luo *et al.*, 2008)、鱼类(Mutter and Neuman, 2009)等。此外,陆相地层中的介形虫和四足动物也出现小型化现象(Huttenlocker and Botha-Brink, 2013; Huttenlocker, 2014; Chu *et al.*, 2015)。可见,小型化现象是二叠纪—三叠纪之交灾难事件发生时生物采取的一个普遍性策略,也是一种非常有效的策略,因为小个体生物往往具有较短的发育周期,较少的能量和氧含量需求,因而可以在高压环境中生活和繁衍后代。

生物应对灾难事件采取的另外一种应对策略是 r-策略。r-策略是 MacArthur and Wilson(1967)提出的,是指在气候不稳定、灾难频繁的环境下,生物因为缺少竞争和天敌,可以无限制的繁盛。Harries *et al.* (1996)发现在一些异常环境中,一些生物类型采取 r-策略,可以让种群规模短时间内迅速扩大,这类生物被称为机会分子。机会分子在正常环境中由

于物种竞争,居群规模表现一般;当环境突变或者恶化,其竞争对手受到抑制,而它们却在短时间内利用适宜环境迅速繁殖,成为生态系统中的主导者。在灭绝事件发生时以及之后的一段时间内出现的机会分子称为灾难分子(Harries *et al.*, 1996)。在二叠纪—三叠纪之交灾难事件发生时也出现了多种灾难分子,最为典型的是蓝细菌,其生命活动所形成的生物沉积构造——微生物岩在全球都有广泛分布(Schubert and Bottjer, 1992; Lehrmann, 1999; 王永标等, 2005; Pruss *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2011)。此外,很多动物中也出现灾难分子,例如有孔虫中的 *Earlandia*、*Postcladella* (Groves *et al.*, 2007; Song *et al.*, 2009b; Song *et al.*, 2016), 双壳类中的 *Claraia* (Schubert and Bottjer, 1995; 方宗杰, 2003; He *et al.*, 2007a), 腕足动物中的 *Lingula* (Rodland and Bottjer, 2001; Peng *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2015) 等。这些灾难分子通过这种特殊的生态策略,得以在灭绝事件中残存。

“诺亚方舟”的存在可能是生物能在二叠纪—三叠纪之交大灭绝事件中得以残存的另外一种重要原因。传统的“诺亚方舟”是指避难所。Erwin(1994)认为华南晚二叠世是当时的避难所,他发现晚二叠世长期冈瓦纳大陆因为构造隆升导致海相沉积减缩,生物萧条,而同期的华南腕足动物非常繁盛,因而认为华南是当时的避难所。实际上除了华南之外,在中国西藏、伊朗等地区学者们也发现类似的腕足动物化石(Shen *et al.*, 2001, 2006; Angiolini and Carabelli, 2010),表明这个猜测的避难所是不存在的。Kauffman and Erwin(1995)曾提到现今的避难所,认为孤立洋岛、海底温泉、生物礁洞穴等相对孤立的地质位置可能是那些地质历史时期的避难所。一些学者试图在这些位置寻找复活生物,但均没有收获。最近 Song *et al.* (2014b)提出了避难带(refuge zone)概念,认为很多生物之所以能逃过二叠纪—三叠纪之交大灭绝事件,是因为在中间水层存在一个避难带,很多残存的底栖和游泳动物在这个水层幸存下来(图6)。这个避难带主要是针对当时的恶劣环境被提出来的,不同的恶劣环境其影响范围不同,因此可能存在某个地方环境的恶劣程度不甚严重,部分生物可以在那里生活,繁衍后代。多种证据都表明二叠纪—三叠纪之交存在极端高温和海洋缺氧事件,但两种事件在海洋中的影响范围差别很大。高温主要影响海洋的表层水,缺氧影响海洋的深层水。在表层高温水体和深层缺氧水体之间可能

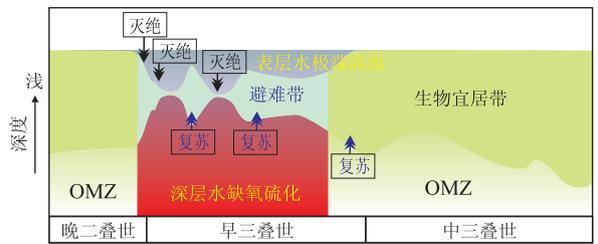


图6 二叠纪—三叠纪之交生物避难带模型

Fig. 6 Refuge model during the Permian-Triassic crisis
修改自 Song *et al.* (2014b)

存在一个特殊的空间,在这个空间温度低于表层海水,溶氧量高于深层海水,因此这种中间水层的空间可能就是生物躲避灾难事件的居所(图6)。残存物种的空间分布进一步证实这个空间就是生物得以残存的避难带(Song *et al.*, 2013b, 2014b; Chen *et al.*, 2015; Zhao *et al.*, 2015)。综上所述,表层海水和深层海水之间的避难带可能就是生物得以残存的“诺亚方舟”。但避难带的概念刚刚被提出,很多问题还需要进一步地验证和深入,比如避难带是区域性的还是全球性的,其水深范围具体是多少等。

致谢: 成文过程中得到了殷鸿福教授、Paul B. Wignall 教授的支持和中国地质大学(武汉)三叠纪研究组在资料方面的帮助,在此深表谢意!

References

- Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F., et al., 1980. Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208(4448): 1095–1108. doi:10.1126/science.208.4448.1095
- Angiolini, L., Carabelli, L., 2010. Upper Permian Brachiopods from the Nesen Formation, North Iran. *Special Papers in Palaeontology*, (84): 41–90.
- Bambach, R. K., Knoll, A. H., Sepkoski, J. J., 2002. Anatomical and Ecological Constraints on Phanerozoic Animal Diversity in the Marine Realm. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(10): 6854–6859. doi:10.1073/pnas.092150999
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., et al., 2011. Has the Earth's Sixth Mass Extinction already Arrived? *Nature*, 471(7336): 51–57. doi:10.1038/nature09678
- Basu, A. R., Petaev, M. I., Poreda, R. J., et al., 2003. Chondritic Meteorite Fragments Associated with the Permian-Triassic Boundary in Antarctica. *Science*, 302(5649): 1388–1392. doi:10.1126/science.1090852
- Becker, L., Poreda, R. J., Hunt, A. G., et al., 2001. Impact E-

- vent at the Permian-Triassic Boundary: Evidence from Extraterrestrial Noble Gases in Fullerenes. *Science*, 291 (5508): 1530—1533. doi: 10.1126/science.1057243
- Becker, L., Poreda, R. J., Basu, A. R., et al., 2004. Bedout: A Possible End-Permian Impact Crater Offshore of Northwestern Australia. *Science*, 304 (5676): 1469—1476. doi: 10.1126/science.1093925
- Benton, M. J., Zhang, Q. Y., Hu, S. X., et al., 2013. Exceptional Vertebrate Biotas from the Triassic of China, and the Expansion of Marine Ecosystems after the Permian-Triassic Mass Extinction. *Earth-Science Reviews*, 125: 199—243. doi: 10.1016/j.earscirev.2013.05.014
- Bond, D. P. G., Wignall, P. B., 2010. Pyrite Framboid Study of Marine Permian-Triassic Boundary Sections: A Complex Anoxic Event and Its Relationship to Contemporaneous Mass Extinction. *Geological Society of America Bulletin*, 122: 1265—1279. doi: 10.1130/B30042.1
- Bond, D. P. G., Wignall, P. B., 2014. Large Igneous Provinces and Mass Extinctions: An Update. *Geological Society of America Special Papers*, 505: SPE505—502. doi: 10.1130/2014.2505(02)
- Bowring, S. A., Erwin, D. H., Jin, Y. G., et al., 1998. U/Pb Zircon Geochronology and Tempo of the End-Permian Mass Extinction. *Science*, 280 (5366): 1039—1045. doi: 10.1126/science.280.5366.1039
- Brennecke, G. A., Herrmann, A. D., Algeo, T. J., et al., 2011. Rapid Expansion of Oceanic Anoxia Immediately before the End-Permian Mass Extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (43): 17631—17634. doi: 10.1073/pnas.1106039108
- Burgess, S. D., Bowring, S., Shen, S. Z., 2014. High-Precision Timeline for Earth's most Severe Extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111 (9): 3316—3321. doi: 10.1073/pnas.1317692111
- Campbell, I. H., Czamanske, G. K., Fedorenko, V. A., et al., 1992. Synchronism of the Siberian Traps and the Permian-Triassic Boundary. *Science*, 258: 1760—1763. doi: 10.1126/science.258.5089.1760
- Cao, C. Q., Love, G. D., Hays, L. E., et al., 2009. Biogeochemical Evidence for Euxinic Oceans and Ecological Disturbance Presaging the End-Permian Mass Extinction Event. *Earth and Planetary Science Letters*, 281 (3—4): 188—201. doi: 10.1016/j.epsl.2009.02.012
- Chen, J., Shen, S. Z., Li, X. H., et al., 2016. High-Resolution SIMS Oxygen Isotope Analysis on Conodont Apatite from South China and Implications for the End-Permian Mass Extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 448: 26—38. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.11.025
- Chen, J., Tong, J. N., Song, H. J., et al., 2015. Recovery Pattern of Brachiopods after the Permian-Triassic Crisis in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 433: 91—105. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.05.020
- Chu, D. L., Tong, J. N., Song, H. J., et al., 2015. Lilliput Effect in Freshwater Ostracods during the Permian-Triassic Extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 435: 38—52. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.06.003
- Clarkson, M. O., Kasemann, S. A., Wood, R. A., et al., 2015. Ocean Acidification and the Permian-Triassic Mass Extinction. *Science*, 348 (6231): 229—232. doi: 10.1126/science.aaa0193
- Cuvier, G., 1812. Recherches sur les Ossements Fossiles Discours Préliminaire; Anatomie des Catastrophes. The National Scientific and Technical Research Council, Buenos Aires (in French).
- Dalrymple, G. B., Czamanske, G. K., Fedorenko, V. A., et al., 1995. A Reconnaissance $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ Geochronologic Study of Ore-Bearing and Related Rocks, Siberian Russia. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 59(10): 2071—2083. doi: 10.1016/0016-7037(95)00127-1
- Erwin, D. H., 1994. The Permian-Triassic Extinction. *Nature*, 367(6460): 231—236. doi: 10.1038/367231a0
- Fang, Z. J., 2003. Discussion on the Study of the Genera *Claraia* and *Claraioides* (Bivalvia) of Late Permian Age. *Acta Palaeontologica Sinica*, 42(4): 613—619 (in Chinese with English abstract).
- Farley, K. A., Mukhopadhyay, S., 2001. An Extraterrestrial Impact at the Permian-Triassic Boundary? *Science*, 293 (5539): 2343. doi: 10.1126/science.293.5539.2343a
- Forel, M. B., Crasquin, S., Chitnarin, A., et al., 2015. Precocious Sexual Dimorphism and the Lilliput Effect in Neotethyan Ostracoda (Crustacea) through the Permian-Triassic Boundary. *Palaeontology*, 58 (3): 409—454. doi: 10.1111/pala.12151
- Fraiser, M. L., Twitchett, R. J., Bottjer, D. J., 2005. Unique Microgastropod Biofacies in the Early Triassic: Indicator of Long-Term Biotic Stress and the Pattern of Biotic Recovery after the End-Permian Mass Extinction. *Comptes Rendus Palevol*, 4 (6—7): 543—552. doi: 10.1016/j.crpv.2005.04.006
- Grasby, S., Beauchamp, B., Embry, A., et al., 2013. Recurrent Early Triassic Ocean Anoxia. *Geology*, 41 (2): 175—178. doi: 10.1130/G33599.1
- Grice, K., Cao, C., Love, G. D., et al., 2005. Photic Zone Eu-

- xinia during the Permian-Triassic Superanoxic Event. *Science*, 307 (5710): 706—709. doi: 10. 1126/science. 1104323
- Groves, J. R. , Rettori, R. , Payne, J. L. , et al. , 2007. End-Permian Mass Extinction of Lagenide Foraminifers in the Southern Alps (Northern Italy). *Journal of Paleontology*, 81(3): 415—434. doi: 10. 1666/05123. 1
- Hallam, A. , Wignall, P. B. , 1997. Mass Extinctions and Their Aftermath. Oxford University Press , Oxford.
- Haq, B. U. , Hardenbol, J. , Vail, P. R. , 1987. Chronology of Fluctuating Sea Levels since the Triassic. *Science*, 235 (4793): 1156—1167. doi: 10. 1126/science. 235. 4793. 1156
- Haq, B. U. , Schutter, S. R. , 2008. A Chronology of Paleozoic Sea-Level Changes. *Science*, 322 (5898): 64—68. doi: 10. 1126/science. 1161648
- Harries, P. J. , Kauffman, E. G. , Hansen, T. A. , 1996. Models for Biotic Survival Following Mass Extinction. *Geological Society Special Publication*, 102(1): 41—60.
- Hayami, I. , 1998. Ecology of Mass Extinctions; The Diversity and Shell Size of Bivalves through Time. *Iden*, 52: 38—44 (in Japanese).
- Hayami, I. , 1997. Size Changes of Bivalves and a Hypothesis about the Cause of Mass Extinction. *Fossils*, 62: 24—36 (in Japanese).
- He, W. H. , Shi, G. R. , Twitchett, R. J. , et al. , 2015. Late Permian Marine Ecosystem Collapse Began in Deeper Waters; Evidence from Brachiopod Diversity and Body Size Changes. *Geobiology*, 13 (2): 123—138. doi: 10. 1111/gbi. 12119
- He, W. H. , Feng, Q. L. , Weldon, E. A. , et al. , 2007a. A Late Permian to Early Triassic Bivalve Fauna from the Dongpan Setion, Southern Guangxi, South China. *Journal of Paleontology*, 81 (5): 1009—1019. doi: 10. 1666/pleo05—158
- He, W. H. , Shi, G. R. , Feng, Q. L. , et al. , 2007b. Brachiopod Miniaturization and Its Possible Causes during the Permian-Triassic Crisis in Deep Water Environments, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1—2): 145—163. doi: 10. 1016/j. palaeo. 2006. 11. 040
- Heydari, E. , Hassanzadeh, J. , 2003. Deev Jahi Model of the Permian-Triassic Boundary Mass Extinction: A Case for Gas Hydrates as the Main Cause of Biological Crisis on Earth. *Sedimentary Geology*, 163 (1—2): 147—163. doi: 10. 1016/j. sedgeo. 2003. 08. 002
- Hinojosa, J. L. , Brown, S. T. , Chen, J. , et al. , 2012. Evidence for End-Permian Ocean Acidification from Calcium Isotopes in Biogenic Apatite. *Geology*, 40(8): 743—746. doi: 10. 1130/G33048. 1
- Hoegh-Guldberg, O. , 1999. Climate Change, Coral Bleaching and the Future of the World's Coral Reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50(8): 839—866. doi: 10. 1071/MF99078
- Huey, R. B. , Ward, P. D. , 2005. Hypoxia, Global Warming, and Terrestrial Late Permian Extinctions. *Science*, 308 (5720): 398—401. doi: 10. 1126/science. 1108019
- Huttenlocker, A. K. , 2014. Body Size Reductions in Non-mammalian Eutheriodont Therapsids (Synapsida) during the End-Permian Mass Extinction. *PloS One*, 9(2): e87553. doi: 10. 1371/journal. pone. 0087553
- Huttenlocker, A. K. , Botha-Brink, J. , 2013. Body Size and Growth Patterns in the Therocephalian Moschorhinus Kitchingi (Therapsida: Eutheriodontia) before and after the End-Permian Extinction in South Africa. *Paleobiology*, 39(2): 253—277. doi: 10. 1666/12020
- Isozaki, Y. , 1997. Permo-Triassic Boundary Superanoxia and Stratified Superocean; Records from Lost Deep Sea. *Science*, 276(5310): 235—238. doi: 10. 1126/science. 276. 5310. 235
- Isozaki, Y. , 2001. An Extraterrestrial Impact at the Permian-Triassic Boundary? *Science*, 293 (5539): 2343. doi: 10. 1126/science. 293. 5539. 2343a
- Jablonski, D. , 1994. Extinctions in the Fossil Record. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 344 (1307): 11—17. doi: 10. 1098/rstb. 1994. 0045
- Jiang, H. S. , Lai, X. L. , Sun, Y. D. , et al. , 2014. Permian-Triassic Conodonts from Dajiang (Guizhou, South China) and Their Implication for the Age of Microbialite Deposition in the Aftermath of the End-Permian Mass Extinction. *Journal of Earth Science*, 25 (3): 413—430. doi: 10. 1007/s12583—014—0444—4
- Jin, Y. G. , Wang, Y. , Wang, W. , et al. , 2000. Pattern of Marine Mass Extinction near the Permian-Triassic Boundary in South China. *Science*, 289 (5478): 432—436. doi: 10. 1126/science. 289. 5478. 432
- Jin, Y. G. , Zhang, J. , Shang, Q. , 1994. Two Phases of the End-Permian Mass Extinction. *Canadian Society of Petroleum Geologists*, 17: 813—822.
- Joachimski, M. M. , Lai, X. , Shen, S. , et al. , 2012. Climate Warming in the Latest Permian and the Permian-Triassic Mass Extinction. *Geology*, 40(3): 195—198. doi: 10. 1130/G32707. 1
- Kaiho, K. , Kajiwara, Y. , Nakano, T. , et al. , 2001. End-Permian Catastrophe by a Bolide Impact; Evidence of a Gi-

- gantic Release of Sulfur from the Mantle. *Geology*, 29 (9): 815–818. doi:10.1130/0091-7613(2001)
- Kamo, S. L., Czamanske, G. K., Amelin, Y., et al., 2003. Rapid Eruption of Siberian Flood-Volcanic Rocks and Evidence for Coincidence with the Permian-Triassic Boundary and Mass Extinction at 251 Ma. *Earth and Planetary Science Letters*, 214 (1): 75–91. doi:10.1016/S0012-821X(03)00347-9
- Kauffman, E. G., Erwin, D. H., 1995. Surviving Mass Extinctions. *Geotimes*, 14(3): 14–17.
- Kershaw, S., Zhang, T. S., Lan, G. Z., 1999. A? Microbialite Carbonate Crust at the Permian-Triassic Boundary in South China, and Its Palaeoenvironmental Significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 146: 1–18. doi:10.1016/S0031-0182(98)00139-4
- Knoll, A. H., Bambach, R. K., Canfield, D. E., et al., 1996. Comparative Earth History and Late Permian Mass Extinction. *Science*, 273 (5274): 452–457. doi:10.1126/science.273.5274.452
- Koeberl, C., Farley, K. A., Peucker-Ehrenbrink, B., et al., 2004. Geochemistry of the End-Permian Extinction Event in Austria and Italy: No Evidence for an Extraterrestrial Component. *Geology*, 32(12): 1053–1056. doi:10.1130/G20907.1
- Korte, C., Kozur, H. W., Joachimski, M. M., et al., 2004. Carbon, Sulfur, Oxygen and Strontium Isotope Records, Organic Geochemistry and Biostratigraphy Across the Permian/Triassic Boundary in Abadeh, Iran. *International Journal of Earth Sciences*, 93: 565–581. doi:10.1007/s00531-004-0406-7
- Korte, C., Pande, P., Kalia, P., et al., 2010. Massive Volcanism at the Permian-Triassic Boundary and Its Impact on the Isotopic Composition of the Ocean and Atmosphere. *Journal of Asian Earth Sciences*, 37 (4): 293–311. doi:10.1016/j.jseaes.2009.08.012
- Kozur, H. W., Weems, R. E., 2011. Detailed Correlation and Age of Continental Late Changhsingian and Earliest Triassic Beds: Implications for the Role of the Siberian Trap in the Permian-Triassic Biotic Crisis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308 (1–2): 22–40. doi:10.1016/j.palaeo.2011.02.020
- Kump, L. R., Pavlov, A., Arthur, M. A., 2005. Massive Release of Hydrogen Sulfide to the Surface Ocean and Atmosphere during Intervals of Oceanic Anoxia. *Geology*, 33(5): 397–400. doi:10.1130/G21295.1
- Lehrmann, D. J., 1999. Early Triassic Calcimicrobial Mounds and Biostromes of the Nanpanjiang Basin, South China. *Geology*, 27(4): 359–362. doi:10.1130/0091-7613(1999)
- Li, Y. F., Liang, H. D., Yin, H. F., et al., 2005. Determination of Fullerenes (C60/C70) from the Permian-Triassic Boundary in the Meishan Section of South China. *Acta Geologica Sinica*, 79(1): 11–15. doi:10.1111/j.1755-6724.2005.tb00862.x
- Liang, H. D., 2002. End-Permian Catastrophic Event of Marine Acidification by Hydrated Sulfuric Acid: Mineralogical Evidence from Meishan Section of South China. *Chinese Science Bulletin*, 47(10): 784–788 (in Chinese).
- Liao, W., Wang, Y., Kershaw, S., et al., 2010. Shallow-Marine Dysoxia Across the Permian-Triassic Boundary: Evidence from Pyrite Framboids in the Microbialite in South China. *Sedimentary Geology*, 232 (1–2): 77–83. doi:10.1016/j.sedgeo.2010.09.019
- Luo, G. M., Kump, L. R., Wang, Y. B., et al., 2010. Isotopic Evidence for an Anomalously Low Oceanic Sulfate Concentration Following End-Permian Mass Extinction. *Earth and Planetary Science Letters*, 300(1–2): 101–111. doi:10.1016/j.epsl.2010.09.041
- Luo, G. M., Lai, X. L., Shi, G. R., et al., 2008. Size Variation of Conodont Elements of the Hindeodus-Isarcicella Clade during the Permian-Triassic Transition in South China and Its Implication for Mass Extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 264 (1–2): 176–187. doi:10.1016/j.palaeo.2008.04.015
- Luo, G. M., Wang, Y. B., Yang, H., et al., 2011. Stepwise and Large-Magnitude Negative Shift in $\Delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ Preceded the Main Marine Mass Extinction of the Permian-Triassic Crisis Interval. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 299 (1–2): 70–82. doi:10.1016/j.palaeo.2010.10.035
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mundil, R., Ludwig, K. R., Metcalfe, L., et al., 2004. Age and Timing of the Permian Mass Extinctions: U/Pb Dating of Closed-System Zircons. *Science*, 305 (5691): 1760–1763. doi:10.1126/science.1101012
- Mutter, R. J., Neuman, A. G., 2009. Recovery from the End-Permian Extinction Event: Evidence from “Lilliput Listracanthus”. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284 (1–2): 22–28. doi:10.1016/j.palaeo.2009.08.024
- Payne, J. L., 2005. Evolutionary Dynamics of Gastropod Size across the End-Permian Extinction and through the Triassic Recovery Interval. *Paleobiology*, 31 (2): 269–290. doi:10.1666/0094-8373(2005)031[0269:EDOGSA]2.0.CO;2
- Payne, J. L., Lehrmann, D. J., Follett, D., et al., 2007. Ero-

- sional Truncation of Uppermost Permian Shallow-Marine Carbonates and Implications for Permian-Triassic Boundary Events. *Geological Society of America Bulletin*, 119(7–8): 771–784. doi: 10.1130/B26091.1
- Payne, J. L., Lehrmann, D. J., Wei, J., et al., 2004. Large Perturbations of the Carbon Cycle during Recovery from the End-Permian Extinction. *Science*, 305(5683): 506–509. doi: 10.1126/science.1097023
- Payne, J. L., Turchyn, A. V., Paytan, A., et al., 2010. Calcium Isotope Constraints on the End-Permian Mass Extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(19): 8543–8548. doi: 10.1073/pnas.0914065107
- Peng, Y. Q., Shi, G. R., Gao, Y. Q., et al., 2007. How and why did the Lingulidae (Brachiopoda) not only Survive the End-Permian Mass Extinction but also Thrive in Its Aftermath? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1–2): 118–131. doi: 10.1016/j.palaeo.2006.11.039
- Phillips, J., 1860. *Life on Earth—Its Origin and Succession*. MacMillan, Cambridge.
- Pruss, S. B., Bottjer, D. J., Corsetti, F. A., et al., 2006. A Global Marine Sedimentary Response to the End-Permian Mass Extinction: Examples from Southern Turkey and the Western United States. *Earth-Science Reviews*, 78(3–4): 193–206. doi: 10.1016/j.earscirev.2006.05.002
- Rampino, M. R., Adler, A. C., 1998. Evidence for Abrupt Latest Permian Mass Extinction of Foraminifera: Results of Tests for the Signor-Lipps Effect. *Geology*, 26(5): 415–418. doi: 10.1130/0091-7613
- Rampino, M. R., Stothers, R. B., 1988. Flood Basalt Volcanism during the Past 250 Million Years. *Science*, 241(4866): 663–668. doi: 10.1126/science.241.4866.663
- Raup, D. M., 1979. Size of the Permo-Triassic Bottleneck and Its Evolutionary Implications. *Science*, 206(4415): 217–218. doi: 10.1126/science.206.4415.217
- Raup, D. M., Sepkoski, J. J., 1982. Mass Extinctions in the Marine Fossil Record. *Science*, 215(4539): 1501–1503. doi: 10.1126/science.215.4539.1501
- Raup, D. M., Sepkoski, J. J., 1984. Periodicity of Extinctions in the Geologic Past. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 81(3): 801–805. doi: 10.1073/pnas.81.3.801
- Reichow, M. K., Pringle, M. S., Al'Mukhamedov, A. I., et al., 2009. The Timing and Extent of the Eruption of the Siberian Traps Large Igneous Province: Implications for the End-Permian Environmental Crisis. *Earth and Planetary Science Letters*, 277(1–2): 9–20. doi: 10.1016/j.epsl.2008.09.030
- Reichow, M. K., Saunders, A. D., White, R. V., et al., 2002. $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ Dates from the West Siberian Basin: Siberian Flood Basalt Province Doubled. *Science*, 296(5574): 1946–1849. doi: 10.1126/science.1071671
- Renne, P. R., Basu, A. R., 1991. Rapid Eruption of the Siberian Traps Flood Basalts at the Permo-Triassic Boundary. *Science*, 253(5016): 176–179. doi: 10.1126/science.253.5016.176
- Renne, P. R., Zhang, Z. C., Richards, M. A., et al., 1995. Synchrony and Causal Relations between Permian-Triassic Boundary Crises and Siberian Flood Volcanism. *Science*, 269(5229): 1413–1416. doi: 10.1126/science.269.5229.1413
- Retallack, G. J., Jahren, A. H., 2008. Methane Release from Igneous Intrusion of Coal during Late Permian Extinction Events. *The Journal of Geology*, 116(1): 1–20. doi: 10.1086/524120
- Retallack, G. J., Seyedolali, A., Krull, E. S., et al., 1998. Search for Evidence of Impact at the Permian-Triassic Boundary in Antarctica and Australia. *Geology*, 26(11): 979–982. doi: 10.1130/0091-7613
- Rodland, D. L., Bottjer, D. J., 2001. Biotic Recovery from the End-Permian Mass Extinction: Behavior of the Inarticulate Brachiopod *Lingula* as a Disaster Taxon. *Palaios*, 16(1): 95–101. doi: 10.1669/0883-1351(2001)016<0095:BRFTEP>2.0.CO;2
- Romano, C., Goudemand, N., Vennemann, T. W., et al., 2013. Climatic and Biotic Upheavals Following the End-Permian Mass Extinction. *Nature Geoscience*, 6(1): 57–60. doi: 10.1038/ngeo1667
- Rong, J. Y., Huang, B., 2014. Study of Mass Extinction over the Past Thirty Years: A Synopsis. *Science in China (Series D)*, 44(3): 377–404 (in Chinese).
- Ryskin, G., 2003. Methane-Driven Oceanic Eruptions and Mass Extinctions; Comment and Reply. *Geology*, 32(1): e42–e43. doi: 10.1130/0091-7613-32.1.e42
- Schobben, M., Joachimski, M. M., Korn, D., et al., 2014. Palaeotethys Seawater Temperature Rise and an Intensified Hydrological Cycle Following the End-Permian Mass Extinction. *Gondwana Research*, 26(2): 675–683. doi: 10.1016/j.gr.2013.07.019
- Schubert, J. K., Bottjer, D. J., 1992. Early Triassic Stromatolites as Post-Mass Extinction Disaster Forms. *Geology*, 20(10): 883–886. doi: 10.1130/0091-7613(1992)?020<0883:ETSAPM>2.3.CO;2
- Schubert, J. K., Bottjer, D. J., 1995. Aftermath of the Permi-

- an-Triassic Mass Extinction Event; Paleocology of Lower Triassic Carbonates in the Western USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 116 (1–2): 1–39. doi:10.1016/0031-0182(94)00093-N
- Sepkoski, J. J., 1978. A Kinetic Model of Phanerozoic Taxonomic Diversity. I. Analysis of Marine Orders. *Paleobiology*, 4: 223–251. doi:10.1017/S0094837300005972
- Sepkoski, J. J., 1979. A Kinetic Model of Phanerozoic Taxonomic Diversity: II. Early Phanerozoic Families and Multiple Equilibria. *Paleobiology*, 5: 222–251. doi:10.1017/S0094837300006539
- Sepkoski, J. J., 1981. A Factor Analytic Description of the Phanerozoic Marine Fossil Record. *Paleobiology*, 7(1): 36–53. doi:10.1017/S0094837300007006
- Sepkoski, J. J., 1984. A Kinetic Model of Phanerozoic Taxonomic Diversity. III. Post-Paleozoic Families and Mass Extinctions. *Paleobiology*, 10(2): 246–267. doi:10.1017/S0094837300008186
- Shen, J., Algeo, T. J., Zhou, L., et al., 2012. Volcanic Perturbations of the Marine Environment in South China Preceding the Latest Permian Mass Extinction and Their Biotic Effects. *Geobiology*, 10(1): 82–103. doi:10.1111/j.1472-4669.2011.00306.x
- Shen, S. Z., Cao, C. Q., Henderson, C. M., et al., 2006. End-Permian Mass Extinction Pattern in the Northern Peri-Gondwanan Region. *Palaeoworld*, 15(1): 3–30. doi:10.1016/j.palwor.2006.03.005
- Shen, S. Z., Archbold, N. W., Shi, G. R., 2001. A Lopingian (Late Permian) Brachiopod Fauna from the Quburga Formation at Shengmi in the Mount Qomolangma Region of Southern Xizang (Tibet), China. *Journal of Paleontology*, 75(2): 274–283. doi:10.1666/0022-3360(2001)075<0274:ALLPBF>2.0.CO;2
- Shen, S. Z., Crowley, J. L., Wang, Y., et al., 2011. Calibrating the End-Permian Mass Extinction. *Science*, 334(6061): 1367–1372. doi:10.1126/science.1213454
- Shen, W., Lin, Y., Xu, L., et al., 2007. Pyrite Framboids in the Permian-Triassic Boundary Section at Meishan, China; Evidence for Dysoxic Deposition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 253(3–4): 323–331. doi:10.1016/j.palaeo.2007.06.005
- Song, H. J., Tong, J. N., 2010. Size Variation of Foraminifers during the Permian - Triassic Transition at Meishan Section, South China. *Journal of Earth Science*, 21(S1): 154–157. doi:10.1007/s12583-010-0197-7
- Song, H. J., Tong, J. N., Chen, Z. Q., 2009a. Two Episodes of Foraminiferal Extinction near the Permian-Triassic Boundary at the Meishan Section, South China. *Australian Journal of Earth Sciences*, 56: 765–773. doi:10.1080/08120090903002599
- Song, H. J., Tong, J. N., Chen, Z. Q., et al., 2009b. End-Permian Mass Extinction of Foraminifers in the Nanpanjiang Basin, South China. *Journal of Paleontology*, 83(5): 718–738. doi:10.1666/08-175.1
- Song, H. J., Tong, J. N., Chen, Z. Q., 2011. Evolutionary Dynamics of the Permian-Triassic Foraminifer Size: Evidence for Lilliput Effect in the End-Permian Mass Extinction and Its Aftermath. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308(1–2): 98–110. doi:10.1016/j.palaeo.2010.10.036
- Song, H. J., Tong, J. N., Wignall, P. B., et al., 2016. Early Triassic Disaster and Opportunistic Foraminifers in South China. *Geological Magazine*, 153(2): 298–315. doi:10.1017/S0016756815000497
- Song, H. J., Wignall, P. B., Tong, J. N., et al., 2012. Geochemical Evidence from Bio-Apatite for Multiple Oceanic Anoxic Events during Permian-Triassic Transition and the Link with End-Permian Extinction and Recovery. *Earth and Planetary Science Letters*, 353–354: 12–21. doi:10.1016/j.epsl.2012.07.005
- Song, H. Y., Tong, J. N., Algeo, T. J., et al., 2013a. Large Vertical $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ Gradients in Early Triassic Seas of the South China Craton; Implications for Oceanographic Changes Related to Siberian Traps Volcanism. *Global and Planetary Change*, 105: 7–20. doi:10.1016/j.gloplacha.2012.10.023
- Song, H. J., Wignall, P. B., Tong, J. N., et al., 2013b. Two Pulses of Extinction during the Permian-Triassic Crisis. *Nature Geoscience*, 6(1): 52–56. doi:10.1038/ngeo1649
- Song, H. Y., Tong, J. N., Algeo, T. J., et al., 2014a. Early Triassic Seawater Sulfate Drawdown. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 128: 95–113. doi:10.1016/j.gca.2013.12.009
- Song, H. J., Wignall, P. B., Chu, D., et al., 2014b. Anoxia/High Temperature Double Whammy during the Permian-Triassic Marine Crisis and Its Aftermath. *Scientific Reports*, 4(4132). doi:10.1038/srep04132
- Song, H. J., Tong, J. N., Xiong, Y. L., et al., 2012. The Large Increase of $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ -Depth Gradient and the End-Permian Mass Extinction. *Science in China (Series D)*, 42(8): 1182–1191 (in Chinese).
- Stanley, S. M., Yang, X., 1994. A Double Mass Extinction at the End of the Paleozoic Era. *Science*, 266(5189): 1340–1344. doi:10.1126/science.266.5189.1340
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., et al., 2008. Ex-

- panding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science*, 320(5876): 655—658. doi: 10. 1126/science. 1153847
- Sun, Y., Joachimski, M. M., Wignall, P. B., et al., 2012. Lethally Hot Temperatures during the Early Triassic Greenhouse. *Science*, 338(6105): 366—370. doi: 10. 1126/science. 1224126
- Tian, L., Tong, J. N., Algeo, T. J., et al., 2014. Reconstruction of Early Triassic Ocean Redox Conditions Based on Framboidal Pyrite from the Nanpanjiang Basin, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 412: 68—79. doi: 10. 1016/j. palaeo. 2014. 07. 018
- Tong, J. N., Zhang, S., Zuo, J., et al., 2007a. Events during Early Triassic Recovery from the End-Permian Extinction. *Global and Planetary Change*, 55(1—3): 66—80. doi: 10. 1016/j. gloplacha. 2006. 06. 015
- Tong, J. N., Zuo, J. X., Chen, Z. Q., 2007b. Early Triassic Carbon Isotope Excursions from South China: Proxies for Devastation and Restoration of Marine Ecosystems Following the End-Permian Mass Extinction. *Geological Journal*, 42: 371—389. doi: 10. 1002/gj. 1084
- Tong, J. N., Yin, H. F., 2015. Triassic Chronostratigraphy and Chinese Stages. *Earth Science*, 40(2): 189—197 (in Chinese with English abstract).
- Twitchett, R. J., 2007. The Lilliput Effect in the Aftermath of the End-Permian Extinction Event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1—2): 132—144. doi: 10. 1016/j. palaeo. 2006. 11. 038
- Venkatesan, T. R., Kumar, A., Gopalan, K., et al., 1997. ^{40}Ar - ^{39}Ar Age of Siberian Basaltic Volcanism. *Chemical Geology*, 138(3—4): 303—310. doi: 10. 1016/S0009—2541(97)00006—5
- Wang, Y., Sadler, P. M., Shen, S. Z., et al., 2014. Quantifying the Process and Abruptness of the End-Permian Mass Extinction. *Paleobiology*, 40(1): 113—129. doi: 10. 1666/13022
- Wang, Y. B., Tong, J. N., Wang, J. S., et al., 2005. Calcimicrobialite after End-Permian Mass Extinction in South China and Its Palaeoenvironmental Significance. *Chinese Science Bulletin*, 50(6): 552—558 (in Chinese).
- Wignall, P. B., 2001. Large Igneous Provinces and Mass Extinctions. *Earth-Science Reviews*, 53(1—2): 1—33. doi: 10. 1016/S0012—8252(00)00037—4
- Wignall, P. B., 2005. The Link between Large Igneous Province Eruptions and Mass Extinctions. *Elements*, 1(5): 293—297. doi: 10. 2113/gselements. 1. 5. 293
- Wignall, P. B., Bond, D. P. G., Kuwahara, K., et al., 2010. An 80 Million Year Oceanic Redox History from Permian to Jurassic Pelagic Sediments of the Mino-Tamba Terrane, SW Japan, and the Origin of Four Mass Extinctions. *Global and Planetary Change*, 71(1—2): 109—123. doi: 10. 1016/j. gloplacha. 2010. 01. 022
- Wignall, P. B., Hallam, A., 1992. Anoxia as a Cause of the Permian/Triassic Mass Extinction: Facies Evidence from Northern Italy and the Western United States. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93(1—2): 21—46. doi: 10. 1016/0031—0182(92)90182—5
- Wignall, P. B., Kershaw, S., Collin, P. Y., et al., 2009. Erosional Truncation of Uppermost Permian Shallow-Marine Carbonates and Implications for Permian-Triassic Boundary Events: Comment. *Geological Society of America Bulletin*, 121(5—6): 954—956. doi: 10. 1130/B26424. 1
- Wignall, P. B., Twitchett, R. J., 1996. Oceanic Anoxia and the End Permian Mass Extinction. *Science*, 272(5265): 1155—1158. doi: 10. 1126/science. 272. 5265. 1155
- Wignall, P. B., Twitchett, R. J., 2002. Extent, Duration, and Nature of the Permian-Triassic Superanoxic Event. *Geological Society of America Special Publication*, 356: 395—413.
- Wu, Y. S., Jiang, H. X., Fan, J. S., 2010. Evidence for Sea-Level Falls in the Permian-Triassic Transition in the Ziyun Area, South China. *Geological Journal*, 45(2—3): 170—185. doi: 10. 1002/gj. 1168
- Xie, S., Pancost, R. D., Wang, Y., et al., 2010. Cyanobacterial Blooms Tied to Volcanism during the 5 M. y. Permo-Triassic Biotic Crisis. *Geology*, 38(5): 447—450. doi: 10. 1130/G30769. 1
- Xu, G. R., Tong, J. N., 1991. Age Correlation and Mass Extinction Event. In: Yang, Z. Y., Wu, S. B., Yin, H. F., et al., eds., Permo-Triassic Events of South China. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Yang, H., Chen, Z. Q., Wang, Y. B., et al., 2011. Composition and Structure of Microbialite Ecosystems Following the End-Permian Mass Extinction in South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308(1—2): 111—128. doi: 10. 1016/j. palaeo. 2010. 05. 029
- Yang, L. R., Song, H. J., Tong, J. N., et al., 2013. The Extinction Pattern of Fusulinids during the Permian-Triassic Crisis at the Kangjiaping Section, Cili, Hunan Province. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 30(4): 353—366 (in Chinese with English abstract).
- Yang, Z. Y., Wu, S. B., Yin, H. F., et al., 1991. Permo-Triassic Events of South China. Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Yin, H. F., Huang, S. J., Zhang, K. X., et al., 1992. The

Effects of Volcanism on the Permo-Triassic Mass Extinction in South China. In: Sweet, W. C., Yang, Z. Y., Dickins, J. M., et al., eds., *Permo-Triassic Events in the Eastern Tethys*, Cambridge University Press, Cambridge, 146—157.

- Yin, H. F., Feng, Q. L., Lai, X. L., et al., 2007. The Protracted Permo-Triassic Crisis and Multi-Episode Extinction around the Permian-Triassic Boundary. *Global and Planetary Change*, 55(1—3): 1—20. doi:10.1016/j.gloplacha.2006.06.005
- Yin, H. F., Jiang, H. S., Xia, W. C., et al., 2014. The End-Permian Regression in South China and Its Implication on Mass Extinction. *Earth-Science Reviews*, 137: 19—33. doi:10.1016/j.earscirev.2013.06.003
- Yin, H. F., Zhang, K. X., Tong, J. N., et al., 2001. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian-Triassic Boundary. *Episodes*, 24(2): 102—114.
- Yin, H. F., Huang, S. J., Zhang, K. X., et al., 1989. Volcanism at the Permian-Triassic Boundary in South China and Its Effects on Mass Extinction. *Acta Geologica Sinica*, 63(2): 169—180 (in Chinese with English abstract).
- Yin, H. F., Song, H. J., 2013. Mass Extinction and Pangea Integration during the Paleozoic-Mesozoic Transition. *Science in China (Series D)*, 43(6): 1539—1552 (in Chinese).
- Yin, H. F., Xu, G. R., Ding, M. H., 1984. Paleozoic-Mesozoic Fauna Change of South China. In: Editorial Office of Geology Department, ed., *Scientific Papers of Geological International Exchange*, Geological Publishing House, Beijing (in Chinese).
- Zhang, K. X., Tong, J. N., Shi, G. R., et al., 2007. Early Triassic Conodont-Palynological Biostratigraphy of the Meishan D Section in Changxing, Zhejiang Province, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(1—2): 4—23. doi:10.1016/j.palaeo.2006.11.031
- Zhao, X. M., Tong, J. N., Yao, H. Z., et al., 2015. Early Triassic Trace Fossils from the Three Gorges Area of

South China; Implications for the Recovery of Benthic Ecosystems Following the Permian-Triassic Extinction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 429: 100—116. doi:10.1016/j.palaeo.2015.04.008

附中文参考文献

- 方宗杰, 2003. 关于晚二叠世克氏蛤类研究中的几个问题. *古生物学报*, 42(4): 613—619.
- 梁汉东, 2002. 二叠纪末期海洋硫酸化环境灾变事件: 煤山剖面岩石矿物证据. *科学通报*, 47(10): 784—788.
- 戎嘉余, 黄冰, 2014. 生物大灭绝研究三十年. *中国科学(D辑)*, 44(3): 377—404.
- 宋海军, 童金南, 熊炎林, 等, 2012. $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ —深度梯度的剧增与二叠纪末生物大灭绝. *中国科学(D辑)*, 42(8): 1182—1191.
- 童金南, 殷鸿福, 2015. 三叠纪年代地层与中国建阶. *地球科学*, 40(2): 189—197.
- 王永标, 童金南, 王家生, 等, 2005. 华南二叠纪末大绝灭后的钙质微生物岩及古环境意义. *科学通报*, 50(6): 552—558.
- 徐桂荣, 童金南, 1991. 时间对比与集群灭绝事件. 见杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 等, 编, 华南二叠—三叠纪过渡期地质事件, 北京: 地质出版社.
- 杨利蓉, 宋海军, 童金南, 等, 2013. 湖南慈利康家坪剖面二叠纪末簌类有孔虫的灭绝过程. *微体古生物学报*, 30(4): 353—366.
- 杨遵仪, 吴顺宝, 殷鸿福, 等, 1991. 华南二叠—三叠纪过渡时期地质事件. 北京: 地质出版社.
- 殷鸿福, 黄思骥, 张克信, 等, 1989. 华南二叠纪—三叠纪之交的火山活动及其对生物绝灭的影响. *地质学报*, 63(2): 169—180.
- 殷鸿福, 宋海军, 2013. 古、中生代之交生物大灭绝与泛大陆聚合. *中国科学(D辑)*, 43(6): 1539—1552.
- 殷鸿福, 徐桂荣, 丁梅华, 1984. 华南古、中生代之交海洋生物界的更替. 见: 地质部书刊编辑室编, 国际交流地质学论文集. 北京: 地质出版社.